植 物 分 类 学 报 44 (2): 211–230(2006) doi:10.1360/aps050075
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

稻族的系统发育及其研究进展

郭亚龙 葛 颂*
(系统与进化植物学国家重点实验室, 中国科学院植物研究所 北京 100093)

Advances in the study of systematics and evolution of the tribe Oryzeae (Poaceae)

GUO Ya-Long GE Song*
(*State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences,* Beijing 100093, China)

Abstract Oryzeae (Poaceae) is a tribe belonging to Poaceae and consists of about 12 genera. This tribe contains many economically important species, and is distributed in tropical and temperate regions worldwide. Recently, investigation on the genus *Oryza* and its related genera in the Oryzeae has attracted much attention for their important economic value and taxonomic position in the study of plant biology in general. Although morphological and preliminary molecular evidence has shown that the tribe Oryzeae is a monophyletic group, there are still many questions as to its systematics and evolution to be answered. In this review, we briefly retrospect the history and progress of the studies on the classification and phylogeny of Oryzeae, including its establishment and systematic position, its circumscription and subdivision, the relationships of genera in the tribe, and the distribution and origin of the tribe. Recent results indicate that (1) Oryzeae is monophyletic and falls into two main clades corresponding to the traditionally recognized subtribes (Zizaniinae and Oryzinae); (2) Close affinities of the monoecious genera are not supported, suggesting the multiple origins of unisexual florets; (3) Previous recognition of three monotypic genera (*Hydrochloa*, *Porteresia* and *Prosphytochloa*) is not justified; (4) Based on dating using molecular clock approach, it is estimated that *Oryza* and *Leersia* branched off from the remaining genera of Oryzeae ~20 million years ago (MYA), and separated from each other ~14 MYA. A divergence time of ~9 MYA is also obtained for the most basal split within *Oryza*. In conjunction with our recent molecular studies, we present some progresses on the molecular phylogeny of Oryzeae and discuss the questions to be solved in the future study of this tribe.
Key words Oryzeae, Poaceae, phylogeny, evolution, biogeography.

摘要 稻族Oryzeae是禾本科Poaceae中包含多种经济植物的重要类群, 现有大约12个属, 广布全球的热带和温带地区。由于其重要的经济价值和在理论研究上的代表性, 稻属*Oryza*及其近缘属的研究受到了广泛关注。虽然形态学和初步的分子证据表明稻族是一个单系类群, 但稻族内各属的分类处理和属间系统发育关系以及稻族的起源、地理分布式样和机制等方面仍存在许多悬而未决的问题。本文简要回顾了稻族系统学研究的历史, 包括稻族的建立及其在禾本科中的系统位置、稻族的族下划分、稻族各属的界定及其系统发育关系。目前已有的研究结果表明: 稻族是单系类群, 可分为两个主要分支, 相当于传统的两个亚族(Zizaniinae和Oryzinae), 但稻族单性花小穗是多次起源的, 不宜作为划分亚族的依

———————————

2005-02-23 收稿, 2005-05-09 收修改稿。
基金项目: 科技部国际科技合作重点项目计划(2001CB711103); 国家自然科学基金(30025005, 30121003); 中国科学院“十·五”重要方向项目(KSCXZ-SW-101A) (Supported by grants from the Program for Key International Science and Technique Cooperation Project of P. R. China, Grant No. 2001CB711103; the National Natural Science Foundation of China, Grant Nos. 30025005, 30121003; and the Chinese Academy of Sciences, Grant No. KSCXZ-SW-101A)。
* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: gesong@ibcas.ac.cn)。

据；一些单型属(*Hydrochloa*、*Porteresia*和*Prosphytochloa*)的建立得不到分子证据的支持；根据分子钟原理估计稻族两个主要分支(亚族)的分歧时间在大约2000万年前，而稻属和近缘属假稻属*Leersia*的分歧时间为1400万年；稻属内主要类群的分歧时间在900万年前左右。此外，本文还对稻族的生物地理学问题进行了初步探讨，对稻族系统发育和进化研究中存在的问题及未来研究方向进行了讨论。

关键词 稻族；禾本科；系统发育；进化；生物地理学

禾本科Poaceae植物对人类具有特别重要的意义，除了水稻*Oryza sativa* L.、小麦*Triticum aestivum* L.和玉米*Zea mays* L.三大粮食作物外，还包括许多其他重要作物(如麦类、高粱、甘蔗等)以及具有潜在经济价值的物种(Gaut, 2002)。禾本科植物不仅具有显著的经济价值，其中一些杂草还是地球上大多数地区植被的主要组成部分，也是生态学的优势种和重要先锋植物，覆盖了地球陆地面积的20% (Shantz, 1954)。因此，禾本科无论是从经济价值上看还是从生态系统的组成上看都具有非常重要的意义。禾本科中的稻族Oryzeae是与人类生活关系最为密切的类群之一，约12属70余种，广布全球热带和温带(Clayton & Renvoize, 1986; Vaughan, 1994)。其中的水稻，即亚洲栽培稻，是人类所依赖的最重要的作物，提供了世界上30多亿人口的基本食物和所需热量的50%到80%(Delseny et al., 2001)。水稻以及稻属*Oryza* L.中的野生种构成了水稻遗传改良的重要基因源(Ge et al., 2001)。除稻属外，稻族其他一些属也具有重要经济价值。如菰属*Zizania* L.的茭白*Z. latifolia* (Griseb.) Turcz. ex Stapf是中国常见蔬菜，而北美的*Z. palustris* L.(美国人常称为wild rice)是美国感恩节流行的膳食(Vaughan, 1994)。又如，稻族的单型属*Porteresia* Tateoka有很强的耐盐性，对于开展耐盐性研究以及为提高水稻等近缘作物的抗盐性提供了重要的基因资源(Flowers et al., 1990)。此外，假稻属*Leersia* Sw.的*L. hexandra* Sw.和*L. oryzoides* (L.) Sw.及稻族其他物种(如*Luziola spruceana* Benth. ex Doell和*Hygroryza aristata* (Retz.) Nees ex Wright & Arn.等)或是重要牧草或是常见杂草(Watson, 1999)，对这些类群的基本生物学特性的研究将为牧草资源开发和农田杂草防治提供重要的基本资料。

除了重要经济价值外，水稻也是开展理论研究的模式物种。首先，水稻基因组只有440 Mb，是禾本科中基因组最小的物种之一，并且其两个亚种的全基因组测序都已完成(Goff et al., 2002; Yu et al., 2002)；其次，水稻具备开展遗传和功能基因组研究的便利条件，如高密度的遗传图谱、转座子和T-DNA标记的水稻材料以及研究mRNA表达谱的微阵列(microarray)技术(Shimamoto & Kyozuka, 2002)；第三，与其他主要禾谷类作物相比，农杆菌介导转化技术在水稻中已经成熟，从而为利用水稻获得转基因植株带来了便利条件(Shimamoto & Kyozuka, 2002)；第四，水稻与其他栽培禾谷类在染色体上的共线性(colinearity)使得水稻功能基因组研究具有很高的应用价值(Shimamoto & Kyozuka, 2002)。尤其是随着水稻全基因组测序的完成和基因组学研究的深入，水稻及其近缘野生种所构成的基因源成为生物学研究理想的模式系统(Kellogg, 2000; Ge et al., 2001; Shimamoto & Kyozuka, 2002)。因此，阐明水稻及其近缘种属之间的系统发育关系具有重要的理论和实际意义。

本文回顾了稻族研究的历史，介绍了我们近年来对稻族进行的分子系统发育研究，并在此基础上对稻族系统发育关系和分类系统、稻族的起源和分化及其生物地理学进行

了讨论, 同时提出了稻族中有待进一步解决的问题。

1　稻族及其在禾本科中的系统位置

Adanson(1763)在《植物的科》(Familles des Plantes)中首次使用Oryzeae命名了禾本科中的一个组(section), 但这个组的范围相当于现在的亚科或族的等级, 这与《国际植物命名法规》(International Code of Botanical Nomenclature) 33.4(Greuter et al., 2000)的规定明显冲突, 因此该名称为不合格发表(Duistermaat, 1987)。稻族Oryzeae最先由Dumortier (1823)提出, 当时只包括*Asprella* Schreb. 1属, 而*Asprella*是假稻属的晚出同物异名(Pyrah, 1969), 故稻族的模式属应该是假稻属而不是稻属(Duistermaat, 1987)。

稻族所在的禾本科包括600–700属, 10000余种(Clayton & Renvoize, 1986; Watson & Dallwitz, 1999), 但其中400多属只有一个或两个种(Kellogg & Watson, 1993)。目前基于形态性状和分子证据的系统发育研究认为, 禾本科与分布在东南亚和南太平洋的Joinvilleaceae关系最近(Doyle et al., 1992; Clark et al., 1995; Soreng & Davis, 1998; Kellogg, 2000; GPWG, 2001)。在20世纪以来主要的禾本科分类系统中, 各个系统亚科数目及组成差异很大, 被承认的亚科从2个(Tzvelev, 1989)到13个(Caro, 1982)不等, 稻族也因此被划分在不同的亚科中。在Roshevits(1946)和Tzvelev(1989)系统中, 稻族属于Pooideae亚科; Tateoka(1957)系统中稻族在Pharoideae亚科; Prat(1960)和Caro(1982)系统中稻族在Oryzoideae亚科; Clayton和Renvoize(1986)以及Watson和Dallwitz(1992)系统中稻族在竹亚科Bambusoideae; GPWG(2001)则把稻族放在稻亚科Ehrhartoideae中。GPWG(Grass Phylogeny Working Group)(2001)的研究是近年来有关禾本科研究中最出色的, 他们综合分子(叶绿体基因组的限制性酶切图谱和核基因序列)及形态证据对禾本科进行了深入研究, 提出了12个亚科的分类系统, 其中稻族、Ehrharteae和Phyllorachideae 3个族构成稻亚科, 约120种。

自从Dumortier(1823)建立稻族以来, 一系列新属被确认, 加上不同研究者观点的差异, 先后有很多属被划分到稻族, 但后来的研究证明其中有许多错误处理。Duistermaat (1987)将各种不恰当处理归纳为以下四个方面: (1)一些研究者(Kunth, 1833; Steudel, 1853; Baillon, 1894)把*Pharus* L.和*Leptaspis* R. Br.(包括*Scrotochloa* Judziewicz)归到稻族, 这主要是因为它们在幼苗形态、叶片、花和种子等特征上与稻族比较相似, 这几个属现在已被归入竹亚科, 并被处理为一个独立的族Phareae (Soderstrom, 1981); (2) Kunth(1833)、Steudel(1853)及Roshevits(1937)把*Ehrharta* Thunb.、*Microlaena* R. Br.和*Tetrarrhena* R. Br. 3个属归在稻族, 但这3个形态上相似的属与Oryzoideae在叶片解剖特征上差异明显, 因此被处理为与稻族关系极为密切的另一个族Ehrharteae(Tateoka, 1963); (3) Bentham和Hooker f.(1883)、Baillon(1894)和Roshevits(1937)把*Snowdenia* C. E. Hubb.(*Beckera* Fresen.的异名)归入稻族, 而该属被Richard(1851)归在Phalarideae, 后又被Hackel(1887)和Bews (1929)归入Melinideae(=Tristegineae), 后来Hubbard(1967)依据小穗结构和生境特点把*Snowdenia*归到Paniceae并与*Beckeropsis* Fig. & De Not.相邻; (4) *Achlaena* Griseb.和*Reynaudia* Kunth也曾被Hackel(1887)归入Oryzoideae, 但Hitchcock和Chase(1917)和

Hitchcock(1936)的研究表明，把这两个属归入Melinideae更为自然。

除此以外，一些研究者(Avdulov，1931；Gardner，1952)还把Oryzeae和Ehrharteae合并为一个广义稻族Oryzeae s.l.。的确，Oryzeae和Ehrharteae的小穗结构相似，基部第一和第二小花均退化为不育外稃，仅顶部第三小花能育(Chatterjee，1947)。但Tateoka(1957)和Parodi(1961)的研究均不支持把Oryzeae和Ehrharteae合并为一个族。Tateoka(1963)对稻族26个种和Ehrharteae 30个种进行了叶片组织解剖学研究，发现这两个族存在明显的差异。首先，稻族植物的叶片中脉始终具有两条维管束，仅一条位于近轴面，而Ehrharteae有一条或几条维管束且均分布在近轴面附近；其次，稻族植物的绿色组织几乎都是由臂形细胞构成，但已观察过的Ehrharteae没有臂形细胞；第三，稻族物种的硅体(silica bodies)大多是Oryzoid类型而Ehrharteae中未发现Oryzoid类型的硅体；第四，纺锤形细胞在稻族一些种出现，但在Ehrharteae中完全不存在。因此，Tateoka(1963)认为单独把Ehrharteae处理为一个族比较合理。近来的研究(Kellogg & Watson，1993；GPWG，2001)也都支持把Oryzeae和Ehrharteae作为两个族处理。

历史上稻族曾被处理为7–16个属不等(Pyrah, 1969)。例如, Hackel(1887)把稻族分为16属, Bentham和Hooker(1883)处理为9属, Hubbard(1959)处理为7属, Tateoka(1963)处理为10属, Tzvelev(1989)则处理为13属。尽管稻族所包括属的数目在不同系统间变化较大，但目前普遍接受并参照的系统是12 个属的系统(Clayton & Renvoize, 1986; Vaughan, 1994)。而且，越来越多的证据(Zhang & Second, 1989; Kellogg & Watson, 1993; GPWG, 2001; Ge et al., 2002)支持12属的稻族为单系。郭亚龙和葛颂(2004)*nad*1的研究以及Guo和Ge(2005)的多基因研究也以很高的支持率支持稻族为单系类群。目前，对稻族形态学特征有如下界定：小穗具一朵小花或三朵小花而最下面两朵退化成两个小型外稃(如稻属等)，扁平或圆筒形；一外稃和一具3–7脉的内稃，外稃具芒或无芒；颖片在花梗顶端显著退化为两个很小的裂片，通常不明显，有时完全退化；圆锥花序(Pyrah, 1969; Clayton & Renvoize, 1986)。

2 稻族各属的界定

稻族各属的物种数、染色体数、地理分布和小穗结构特征等见表1。稻属是稻族中物种数目最多也是最受关注的一个属，有22–24种(Vaughan, 1989, 1994; Ge et al., 2001；卢宝荣等, 2001)。自林奈在《植物种志》(Species Plantarum)(Linnaeus, 1753)中建立该属以来，物种数目已由1个发展到后来的数十个种，属的界定及分类系统均发生过多次变动。稻属较为典型并具有代表性的分类处理主要有以下4个：Roschevicz(1931)确立稻属20个物种并划分出4个组；Vaughan(1989)承认22种并建立了4个复合体(complex)；Lu(1999)提出了3组7系24种的稻属分类系统；Terrell等(2001)提出了3个亚属20种的系统。目前，Vaughan(1989)的22种4个复合体系统被大多数研究者所采用，但其复合体的处理并不是分类学上的正式等级。在Ge等(1999)确定稻属第10个基因组类型(HK)后，稻属所有物种的基因组类型均已明确(Ge et al., 1999, 2001)，稻属的系统发育关系也逐渐清楚(Wang et al., 1992; Aggarwal et al., 1999; Ge et al., 1999)。

表1　稻族各属的物种数目、染色体数目、地理分布及小穗结构(Vaughan, 1994; 徐柱, 1999; Watson et al., 1999; 卢宝荣, 2001)

Table 1　The number of species, number of chromosomes, geographical distribution and spikelet structure of genera in the tribe Oryzeae (Vaughan, 1994; Xu, 1999; Watson et al., 1999; Lu, 2001)

属 Genus	种数 Species number	染色体数目(2*n*) Chromosome number (2*n*)	地理分布(气候带) Distribution (climate zone)	小穗结构 Spikelet structure
山涧草属 *Chikusichloa* Koidz.	3	24	中国, 日本(热带和温带) China, Japan (tropics and temperate)	bisexual
Hydrochloa P. Beauv.	1	24	美国, 墨西哥(热带和温带) America, Mexico (tropics and temperate)	unisexual
水禾属 *Hygroryza* Nees	1	24	亚洲(热带和温带) Asia (tropics and temperate)	bisexual
假稻属 *Leersia* Sw.	17	24, 48, 72	全球分布(热带和温带) Worldwide (tropics and temperate)	bisexual
Luziola Juss.	11	24	南美及北美洲(热带和温带) South and North America (tropics and temperate)	unisexual
Maltebrunia Kunth	5	?	热带非洲及南非(热带) Tropical and South Africa (tropics)	bisexual
稻属 *Oryza* L.	23	24, 48	全球分布(热带) Worldwide (tropics)	bisexual
Porteresia Tateoka	1	48	南亚(热带) South Asia (tropics)	bisexual
Potamophila R. Br.	1	24	澳大利亚(热带和温带) Australia (tropics and temperate)	unisexual and bisexual
Prosphytochloa Schweick.	1	24	南非(热带) South Africa (tropics)	bisexual
Rhynchoryza Baill.	1	24	南美洲(温带) South America (temperate)	bisexual
菰属 *Zizania* L.	3	30, 34	亚洲, 北美洲(热带和温带) Asia, and North America (tropics and temperate)	unisexual
假菰属 *Zizaniopsis* Doell ex Asch.	5	24	南美及北美洲(热带和温带) South and North America (tropics and temperate)	unisexual

稻族中有些属与稻属关系十分密切, 因此曾被归在稻属中。如*Porteresia coarctata* (Roxb.) Tateoka最早被认为是稻属成员(*Oryza coarctata* Roxb.), 后来依据某些形态和解剖学特征被处理为单型属(Tateoka, 1965), 并得到随后许多形态学研究的支持(Terrell, 1974; Duistermaat, 1987; Tzvelev, 1989; Vaughan, 1989, 1994), 但近来的分子证据却支持把*Porteresia*归并到稻属中(Zhang & Second, 1989; Aggarwal et al., 1999; Ge et al., 1999, 2002; Joshi et al., 2000)。最近, 我们根据来自线粒体、叶绿体和核基因的多基因序列分析进一步支持把*Porteresia coarctata*留在稻属内(郭亚龙, 葛颂, 2004; Guo & Ge, 2005), 并重新进行了分类处理(Lu & Ge, 2005)。*Rhynchoryza*也曾被划分在稻属中(Duistermaat, 1987), 后来由于其特殊的皮质叶和锥形小穗而被处理为单型属(Baillon, 1894)并得到随后形态学研究(Tateoka, 1963; Terrell & Robinson, 1974; Clayton & Renvoize, 1986;

Duistermaat, 1987; Tzvelev, 1989; Vaughan, 1989, 1994)和分子证据(Zhang & Second, 1989; Ge et al., 1999, 2002; 郭亚龙, 葛颂, 2004; Guo & Ge, 2005)的一致支持。

除以上两个单型属之外, 假稻属被认为是稻属的近缘属, 含17种(Vaughan, 1994)。Weatherwax(1929)对稻族包括假稻属在内6个属小穗结构的解剖研究表明, 假稻属和稻属关系最近。Pyrah(1969)在研究中发现了一个有趣的现象, 即假稻属一份标本的小穗具有一个发育很好的不育外稃, 他认为这一现象足以表明假稻属的小花与具两个不育外稃的稻属小花同源; 而且他认为偶然形成一个发育很好的不育外稃表明其祖先可能具有这一性状。此外, Pyrah(1969)认为假稻属的一些物种具有芒, 几乎所有物种都是多倍体, 表明假稻属与稻属具共同祖先(Pyrah, 1969)。目前已有足够的证据支持稻属和假稻属是关系最近的两个属(Terrell & Robinson, 1974; Zhang & Second, 1989; Duvall et al., 1993; Ge et al., 2002; 郭亚龙, 葛颂, 2004; Guo & Ge, 2005), 但假稻属无颖片是不同于稻属的最主要特征(Nayar, 1973)。由于与稻属很相似, 假稻属的一些物种曾被处理为稻属成员且存在争议。例如, Jacques-Felix(1955)和Tateoka(1963)曾把*O. tisserantii* Chev.、*O. angustifolia* C. E. Hubb.和*O. perrieri* A. Camus这3个种划分在稻属, 而Launert(1965)对非洲假稻属进行修订后, 认为把这3个种归入假稻属更为合理。通过研究假稻属13个种的小穗表皮结构, Terrell等(1983)认为Launert(1965)对*L. tisserantii* (A. Chev.) Launert和*L. perrieri* (A. Camus) Launert的处理是可靠的, 因为*L. tisserantii*和*L. perrieri*这两个种的外稃和内稃与假稻属其他种一样都具有硅质三联体(siliceous triads), 且两个种小穗的其他特征也与假稻属物种相似。尽管与稻属植物一样有芒, 但假稻属一些种的芒未发育或很短(如*L. friesii* Melderis)。后来的一系列分子证据支持上述对*L. tisserantii*和*L. perrieri*的处理(郭亚龙, 葛颂, 2004; Zhang & Second, 1989; Ge et al., 2002; Guo & Ge, 2005)。与*O. tisserantii*和*O. perrieri*情况不同, Launert (1965)在处理*O. angustifolia*为假稻属成员时发现该属中已存在*L. angustifolia* Munro ex Prodroehl这个名称, 所以改名为*L. nematostachya* Launert。Terrell等(1983)认为*L. nematostachya*与其他假稻属物种都不同, 其外稃有硅体但没有假稻属其他物种所具有的硅质突起(siliceous tubercles), 因此其系统位置有待进一步研究。但Terrell等(2001)的比较解剖学研究认为, *O. angustifolia*(*L. nematostachya*)与稻属*O. brachyantha* A. Chev. & Roehr.间确实在某些性状上存在相似性(Hubbard, 1951; Launert, 1965), 例如两者都具有长而纤细的芒(约18 cm)、小穗狭窄并具有从小穗基部到外稃基部的较大而坚硬具柄的胼胝体。在前人工作的基础上, Terrell等(2001)对*L. nematostachya*与*O. brachyantha*进行了综合比较研究, 发现两者差异比较显著, 表现在: 第一, *L. nematostachya*生长在赞比亚和安哥拉(非洲)具浅红土层沉积的盘状盆地或洼地, 并且叶片呈纤细而回旋的丝状(Launert, 1965), 而稻属物种不具有这些特征; 第二, *L. nematostachya*无颖片, 在外稃的皱折里有硅体, 无顶端成尖形的节, 具有纸质不规则具棱的芒, 有3条维管束, 而*O. brachyantha*有两个退化颖片, 外稃的皱折里没有硅体, 具较大顶端成尖形的鼓起、皮质的圆筒形芒并只有一条维管束; 第三, 在具有芒或芒类延伸物的假稻属物种中3条叶脉进入芒, 而稻属物种2条侧脉在叶片顶端截止, 只有1条进入芒(Launert, 1965); 第四, *L. nematostachya*叶片的解剖学性状与假稻属其他物种很相似, 比如, 纤细盘旋状丝状叶片、小穗着生在花梗上略倾斜且无不育外稃(Launert, 1965)。因此, Terrell等(2001)认为, *L.*

*nematostachya*与*O. brachyantha*间虽然有相似之处，但很明显*L. nematostachya*与假稻属其他物种更为相近，尤其是与*L. tisserantii*和*L. perrieri*关系很近。

菰属也是稻族中备受关注的一个属，一般认为有3或4种 (Dore, 1969; Terrell et al., 1978)，包括亚洲多年生的茭白、北美一年生的*Zizania aquatica* L.和*Z. palustris*。*Z. texana* Hitchc.是一个仍存在争议的种，仅发现于美国德克萨斯州San Marcos河的上游，被认为是一个濒危物种(Terrell et al., 1978)。Dore(1969)认为*Z. texana*这个种不成立。Terrell和Robinson(1974)在研究了稻族形态特征后认为，菰属与稻属和*Porteresia*属关系比其与*Zizaniopsis-Luziola*关系更近，但近来的研究表明，菰属与单型属*Rhynchoryza*关系最密切(Guo & Ge, 2005)。

另外，假菰属曾被认为与菰属密切相关，甚至在1871年以前假菰属都归在菰属中(Weatherwax, 1929)。这两个属在许多特征方面相似，比如都是雌雄同株，小穗、浆片、雄蕊、雌蕊很相似，小穗分化模式也一样(Weatherwax, 1929)。但Martin(1946)研究了两个属的果实后发现二者有很大差异，Terrell和Robinson(1974)也发现两者在叶鞘星形细胞排列及生殖和营养器官性状方面有明显差异，据此认为它们属不同亚族。在随后的研究中，Terrell等(1978)认为可以通过*Zizaniopsis miliacea* (Michx.) Doell & Asch.蓝色的枝叶、叶片解剖性状及大的根状茎等把它和菰属类群区别开。后来的研究也表明两个属位于不同分支，假菰属与*Luziola* Juss.关系最近，而菰属与*Rhynchoryza*属最近(Zhang & Second, 1989; Duvall et al., 1993; Ge et al., 2002; 郭亚龙, 葛颂, 2004; Guo & Ge, 2005)。由图1可见，上述的一些分类学处理得到了我们最新分子证据的支持。

Luziola Juss.是稻族第三大属，有11个种(Swallen, 1965; Vaughan, 1994)。*Hydrochloa*是分布在北美的一个单型属,只有*H. caroliniensis* Beauv.一个种(Hubbard, 1934; Hitchcock & Chase, 1951; Tateoka, 1963; Tzvelev, 1989)。Pohl和Davidse(1971)的研究表明, *Luziola*的*L. fragilis* Swallen具有与单型属*Hydrochloa*相似的生境和雄花序结构以及相同的染色体数目，因此认为*Hydrochloa*属和*Luziola*属应归于同一属。Terrell和Robinson (1974)认为,由于*H. caroliniensis*与*Luziola*属中的*L. fragilis*主要是以其退化的花序相区别，而其他诸如果实、生境、雄花序的构型、染色体数目等特征均与*Luziola*属物种很相似，故认为*L. fragilis*明显是*Hydrochloa*属与*Luziola*属的过渡类型，应把*Hydrochloa*属归入*Luziola*，命名为*L. fluitans* (Michx.) Terrell & H. Rob.。这一归并得到了其他研究，包括最近的多基因系统发育研究的支持(Duistermaat, 1987; Vaughan, 1989, 1994; Duvall et al., 1993; Guo & Ge, 2005)(图1)。

*Potamophila*是Robert Brown于1827年建立的单型属；2年后Kunth(1829)依据*Maltebrunia leersioides* Kunth建立一个新属*Maltebrunia*。Nees(1841)描述了该属分布在南非的第二个种，*M. prehensilis* Nees，但Bentham(1881)认为应把*Maltebrunia*归入*Potamophila*成为一个包括3个种的属，这样*M. prehensilis* Nees的名称就改为*Potamophila prehensilis* (Nees) Benth.(转引自Winter, 1951)。Winter(1951)认为, *Potamophila prehensilis* (Nees) Benth.和*P. parviflora* R. Br.形态差异显著，把它们放在一个属里是有问题的。随后的研究者把*Potamophila*作为3个属来处理，即狭义的*Potamophila*(只有*P. parviflora* R. Br.一种)、*Prosphytochloa* (只有*P. prehensilis*一种) 和 *Maltebrunia* (5个种) (Hubbard, 1967;

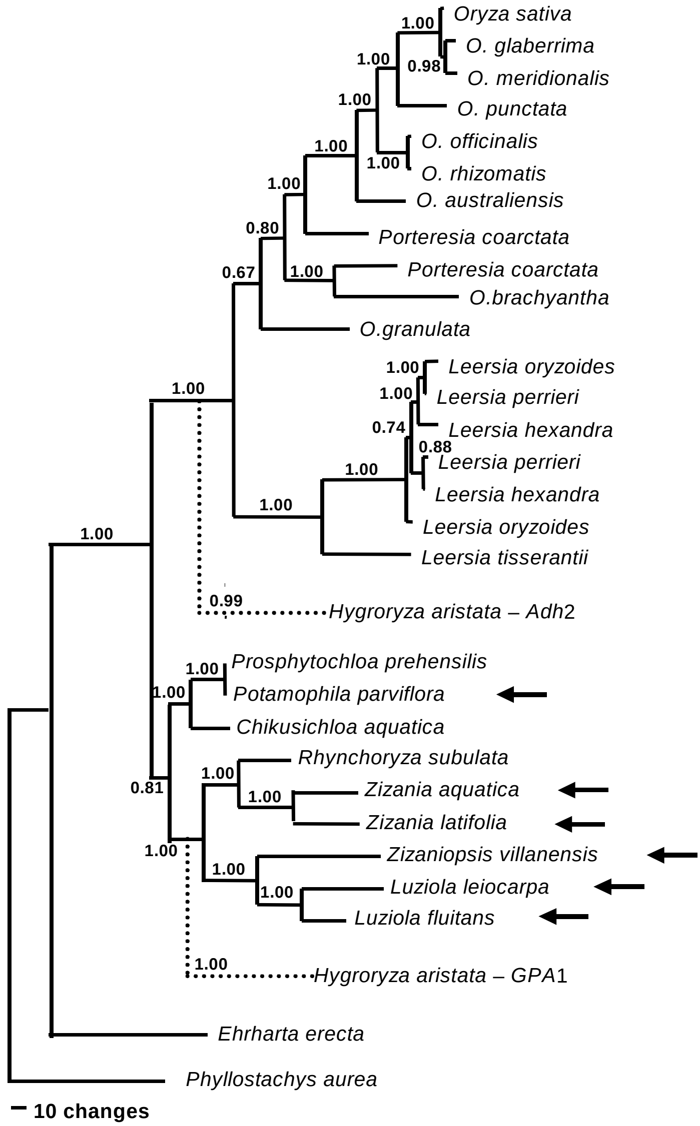


图1 核基因*Adh*2和*GPA*1合并后采用贝叶斯方法(利用TrN+G模型)构建的稻族系统发育树(引自Guo & Ge, 2005) 分支上的数值为后验概率，虚线表示*Hygroryza aristata*分别在*Adh*2和*GPA*1基因树上的系统位置，箭头表示具单性小穗的物种。

Fig. 1. Phylogeny of Oryzeae obtained from the combined *Adh*2 and *GPA*1 sequences by Bayesian inference under the TrN+G model (from Guo & Ge, 2005). Numbers above branches are Bayesian posterior probabilities. The dashed lines indicate the position of *Hygroryza aristata* on *Adh*2 and *GPA*1 trees, respectively. Arrows indicate the species with unisexual florets.

Clayton, 1970)。Duistermaat(1987)认为这3个属小穗结构基本无差异，故不应当分开，而且Vaughan(1994)及近来的分子证据(Ge et al., 2002; Guo & Ge, 2005)都认为*Prosphytochloa*和*Maltebrunia*两个属与*Potamophila*属关系很近。然而，由于目前的分子系统学研究中未包括*Maltebrunia*属，而且这3个属的分布也很特殊，*Maltebrunia*和

Prosphytochloa 2个属分布在非洲，而*Potamophila*属分布在大洋洲(Vanghan，1994；徐柱，1999; Watson & Dallwitz, 1999)，因此上述问题还有待全面的比较形态学、居群遗传学和生境等方面的进一步研究。

与以上各属已有不同程度的研究相比，针对山涧草属与单型的水禾属的研究相对较少。但要指出的是，稻族其他属的绿色组织基本都由臂形细胞构成，但这两个属例外，它们和Ehrharteae的绿色组织中都无臂形细胞(Tateoka，1963)。在Zhang和Second(1989)限制性酶切位点研究中，山涧草属与菰属为姊妹群，而水禾属是*Potamophila/Rhynchoryza/*菰属/山涧草属的基部类群。在最近*mat*K(Ge et al., 2002)及*nad*1(郭亚龙，葛颂, 2004)的研究中，在由两大支构成的分支图上，山涧草属位于除假稻属、稻属和*Porteresia*分支之外的另一分支的基部。可能是分辨率不够的原因，水禾属的系统位置在两个研究中都不清楚。最近的多基因研究(Guo & Ge, 2005)表明，山涧草属与*Prosphytochloa*/*Potamophila*为姊妹群；而水禾属的系统位置在不同基因树上仍有冲突(图1)，有待进一步研究。

3 稻族的系统发育关系和分类系统

迄今提出的稻族分类系统有许多，其主要观点见表2。Hitchcock(1920)以及Hitchcock和Chase(1951)的系统把稻族具单性小穗的属(菰属*Zizania*、假菰属*Zizaniopsis*、*Luziola*和*Hydrochloa*)从稻族中分离出来成立一独立族Zizanieae，稻族中只保留了稻属和假稻属两个属。Stebbins和Crampton(1961)(表2中未列出)也把稻族分成Oryzeae和Zizanieae两个族。在Hubbard(1934，1959)两个亚族的系统中，具单性小穗的属被作为亚族处理，即Zizaniinae，包括*Hydrochloa*、*Luziola*、假菰属和菰属；另一个亚族为Oryzinae，包括具两性小穗的稻属*Oryza*、假稻属*Leersia*和水禾属。除小穗性别差异外，Oryzinae亚族小穗后来发育为扁平状并有龙骨状突起；而Zizaniinae亚族小穗或多或少圆柱状并有轻微压扁(Hubbard, 1934，1959)。Terrell和Robinson(1974)通过对稻族7个属的形态和解剖学研究认为两性小穗与单性小穗的属为两个不同的谱系，把Zizaniinae亚族缩减为只有一个菰属，提出了一个新亚族Luziolinae(假菰属和*Luziola*)。在利用叶绿体限制性酶切位点资料对稻族的系统发育研究中，Zhang和Second(1989)以及Duvall等(1993)均获得了对应于Oryzinae和Zizaniinae两个亚族的单系群，不支持成立Luziolinae亚族。然而，不管上述研究得出的是二族系统、二亚族系统还是三亚族系统，其依据的类群主要是北美物种，稻族中一些重要类群并没有涉及，包括分布在亚洲的水禾属和山涧草属*Chikusichloa*，分布在南美的*Rhynchoryza*及非洲的*Potamophila*。因此，可以说上述这些研究在类群的代表性上都不够。

Ge等(2002)用*mat*K序列研究了稻族全部12属的系统发育关系，除了支持稻族应分为两个亚族且明确提出将*Porteresia*作为稻属成员以外，还发现在稻族*mat*K分支图上Zizaniinae一支的具两性小穗的属(*Rhynchoryza*、水禾属、*Prosphytochloa*和山涧草属)和单性小穗的属(*Luziola*、假菰属和菰属)相互嵌合，表明小穗结构可能是多次起源的，将其作为分类依据是有问题的。最近，我们在加大取样密度的前提下，测定了来自叶绿体、线

表2 稻族的主要分类系统观点(引自Guo和Ge, 2005)
Table 2 Major classification systems of the Oryzeae (from Guo & Ge, 2005)

Hitchcock (1920) Hitchcock and Chase (1951)	Hubbard (1934, 1959)	Terrell and Robinson (1974)	Guo and Ge (2005)
tribe Oryzeae	**subtribe Oryzinae**	**subtribe Oryzinae**	**subtribe Oryzinae**
Leersia	*Leersia*	*Leersia*	*Leersia*
Oryza	*Oryza*	*Oryza*	*Oryza* (*Porteresia*)
	Hygroryza	*Porteresia*	
tribe Zizanieae	**subtribe Zizaniinae**	**subtribe Zizaniinae**	**subtribe Zizaniinae**
Zizania	*Zizania*	*Zizania*	*Zizania*
Luziola	*Luziola*	**subtribe Luziolinae**	*Luziola*
Zizaniopsis	*Zizaniopsis*	*Luziola*	*Zizaniopsis*
Hydrochloa	*Hydrochloa*	*Zizaniopsis*	*Hygroryza*
			Chikusichloa
			Rhynchoryza
			Potamophila

粒体和细胞核3个基因组共5个DNA片段的序列，并在此基础上重建了稻族的系统发育关系(Guo & Ge, 2005)。由图1可见，首先，稻族可分为两大分支，在Zizaniinae一支中具两性小穗的属(*Rhynchoryza*、水禾属、*Prosphytochloa*和山涧草属)和具单性小穗的属(*Luziola*、假菰属和菰属)相互嵌合，说明稻族单性花小穗是多次起源的，至少起源了3次，而且两性花是该族的原始状态，这对于进一步探讨禾本科这一重要类群和其他类群的系统发育和进化很有借鉴意义；其次，分子证据不支持将*Porteresia*和*Prosphytochloa*单立为属，而且单型属*Hydrochloa*应归并在*Luziola*中；第三， 与以往的观点不同，分子证据表明，菰属与两性小穗的属*Rhynchoryza*为姊妹群，山涧草属与*Prosphytochloa*/ *Potamophila*为姊妹群。

4 稻族起源和分化时间的推断

禾本科的起源时间可从化石记录来估算。但是禾本科化石记录很少，特别是在白垩纪(Cretaceous)和早第三纪(Paleogene)，除了早第三纪有限的孢粉记录外没有更多的化石记录(Crepet & Feldman, 1991)。尽管如此，迄今科学家们已发现了有关禾本科的一些重要的化石证据。在孢粉学方面，依据类似禾本科孢粉化石的报告，Linder(1986)认为禾本科起源于晚白垩纪(Upper Cretaceous)；Jacobs等(1999)认为禾本科可靠的孢粉化石最早发现于南美和非洲的古新世(Paleocene)地层，距今5500–6000万年；在非洲和南美的白垩纪晚期的马斯特里赫特期(Maastrichtian)(约7000万年前)地层中也发现可能是禾本科或其近缘类群的孢粉化石(Kellogg, 2001)。更为重要的是，迄今已有禾本科大化石(macrofossil)被发现。在美国密苏里东部的渐新世(Oligocene)(2300–3600万年)地层发现的*Stipa* L.属小穗化石是禾本科第一份大化石记录(MacGinitie, 1953)，该化石也是最早被普遍承认的禾本科化石(Thomasson, 1978, 1987)。但是最古老的典型禾本科化石发现于美国田纳西州西部约5500万年前的古新世-始新世分界的地层中(Crepet & Feldman, 1991)，包括小穗、花序、叶片及两个完整植株的系列化石。Kellogg(2001)认为从化石记录来推断，禾本科的祖先

可能起源于7000万至5500万年前，但在Kellogg(2001)关于禾本科的综述中，涉及禾本科起源的化石记录不全，比如像MacGinitie(1953)以及Crepet和Feldman(1991)这些重要的研究都未提及。即使孢粉化石的可信度比较有限，禾本科的起源时间没有7000万年那么早，但至少化石记录表明禾本科在古新世–始新世之间就已经存在。

稻族最早的化石记录发现于始新世末期(Litke, 1968)。Litke(1968)在原东德的煤层中发现了一些类似禾本科物种的叶表皮化石碎片。这些化石的细胞轮廓保存很好，因此鉴定到族没有问题，表明稻族至少在始新世末期已存在(Stebbins, 1981)。明确属于稻族小穗的化石发现于美国内布拉斯加州(Nebraska)的中新世地层(Thomasson, 1980)。在德国中新世地层也发现了稻族小穗化石，该化石被描述为*Oryza exasperata* (A. Braun) Heer，它与*O. meyeriana* (Zoll. & Mor. ex Steud.) Baill.非常相似并且按目前的理解可能事实上就是该物种(Heer, 1855)，这是目前少有的有关稻属的化石记录。

基于分子证据利用分子钟估计类群分歧时间为阐明生物类群的起源和分化提供了一条有效途径(Kellogg，2001；Gaut，2002)。在利用分子证据估计禾本科的分歧时间方面，Gaut(2002)以GPWG(2001)的系统发育树为基础，根据*rbc*L和*ndh*F两个叶绿体基因片段对禾本科主要谱系的分歧时间进行了估算。在假定水稻和玉米的分歧时间在5000万年前(Stebbins，1981；Wolfe et al.，1987)这一前提下，他利用Sanderson(1997)的非参数法(nonparametric method)估计了禾本科各个主要谱系的分歧时间，认为禾本科起源于7700万年前，稻族所在的BEP分支(含Bambusoideae、Ehrhartoideae和Pooideae 3个亚科)起源于4600万年前，与化石证据估计禾本科起源于5500–7000万年前(Linder, 1986; Jacobs et al., 1999; Kellogg, 2001)略有出入。Gaut(2002)认为由于Sanderson(1997)的非参数法不需要分子钟假设，同时考虑到了不同分支进化速率的可能差异，因此其时间估计相对以前的估计要更为可靠；同时由于化石证据只能提供物种分歧的最低估计时间，因此7700万年的分歧时间的估计虽然比以前研究提早但却是有道理的。

迄今，仅有的几份化石证据仍无法可靠地估计稻族各类群分歧的时间。Second(1985)利用同工酶分子钟方法对稻属起源时间进行了估计，依据澳大利亚板块在向北漂移过程中与东南亚大约1500万年前(中新世)碰撞这个地质事件来较正同工酶分子钟，进而依据同工酶遗传距离得到了如下分歧时间的估计：稻属*Latifolia*组(含B、C、BC、E基因组)和*Sativa*组(含A基因组)间在1500万年前分开；而A基因组内非洲的多年生*Oryza longistaminata* A. Chev. & Roehr.(长雄蕊野稻)与亚洲的*O. rufipogon* Griff.(普通野生稻)在约700万年前分开；两种栽培稻(*O. sativa* L.和*O. glaberrima* Steud.)的祖先，也就是非洲*O. barthii* A. Chev.与亚洲*O. rufipogon*之间的分歧时间是200或300万年前。

最近，我们在利用多基因重建稻族系统发育关系的基础上，根据玉米和水稻的分歧时间为5000万年(Stebbins，1981；Gaut，2002)，采用叶绿体基因*mat*K和核基因*GPA*1片段，通过分子钟方法估计了稻族主要谱系的分歧时间，得出稻族两个亚族的分歧时间在2050万年(*mat*K的同义突变)到2210万年(*GPA*1的非同义突变)之间。有趣的是，两个基因估计的稻属和假稻属分歧时间均为1420万年；在稻属内部，稻属最基部的类群*O. granulata* Nees & Arn. ex Watt与稻属其他物种的分歧时间在1020万年(*mat*K的同义突变)到880万年(*GPA*1的非同义突变)之间。这个结果与稻族起源于中新世(Miocene)早期而稻属起源于中

新世(Miocene)末期的化石证据相吻合(Heer, 1855; Litke, 1968; Thomasson, 1980)。因此, Second(1985)关于稻属内主要类群分异于1500万年前的估计是有问题的, 尤其是对A基因组内主要类群在约700万年前分异的估计明显有误; 而Chang(1985)认为稻属在冈瓦纳大陆分裂前就已起源(至少1亿年前)的提法基本上是一种猜想, 没有任何化石和实验依据。

5 稻族的地理分布、起源和扩散

5.1 稻族各属的地理分布

由于稻族12属的分类系统仍被广泛使用(Clayton & Renvoize, 1986; Vaughan, 1994), 也为了更深入探讨稻族的生物地理学问题, 我们在生物地理学的讨论中仍沿用12属的稻族分类系统。根据地理分布区域(Vaughan, 1994; 徐柱, 1999; Watson & Dallwitz, 1999), 可将稻族各属归纳为6类: (1)全球分布(稻属和假稻属); (2)欧亚-北美间断分布(菰属); (3)亚洲分布(山涧草属、*Porteresia*和水禾属); (4)美洲分布(*Luziola*、假菰属和*Rhynchoryza*); (5)非洲分布(*Maltebrunia*和*Prosphytochloa*); (6)大洋洲分布(*Potamophila*)。可以发现, 稻族12个属中9个局限分布在某个区域, 只有3个属跨大陆分布。

稻属和假稻属分布在全球的热带和温带地区(Vaughan, 1994; 徐柱, 1999; Watson & Dallwitz, 1999), 如图2所示。稻属在非洲分布着A、B、C、BC和F基因组物种; 在东南亚分布着A、C、BC、G、HJ和HK基因组物种; 澳大利亚分布着A、C和E基因组物种; 美洲分布着A和CD基因组物种(Vaughan, 1994; Ge et al., 1999, 2002)。假稻属17种, 广布于全球热带和温带地区(Vaughan, 1994; Watson & Dallwitz, 1999; 徐柱, 1999)。

菰属是稻族中唯一一个欧亚-北美间断分布属(图3), 分布在亚洲、北美洲(热带和温带)(Watson & Dallwitz, 1999; 徐柱, 1999)。菰属共4个种, 亚洲分布着多年生的茭白, 北美分布着一年生的*Z. aquatica*、*Z. palustris*和仍存在争议的濒危种*Z. texana*(Terrell et al., 1978), 主要生长在沼泽中(Watson & Dallwitz, 1999)。

山涧草属、*Porteresia*和水禾属3属分布在亚洲(图4)(Watson & Dallwitz, 1999; 徐柱, 1999)。山涧草属有3种, 分布在东南亚(温带), 其生境是林地湿处(Watson & Dallwitz, 1999)。单型属*Porteresia*分布在南亚(热带), 生长在含盐量较高的沼泽中, 为多年生水生植物(Watson & Dallwitz, 1999)。水禾属也是单型属, 分布在亚洲(热带和温带), 水生多年生植物(Watson & Dallwitz, 1999)。

美洲分布*Luziola*、假菰属和*Rhynchoryza* 3属(图4)(Watson & Dallwitz, 1999; 徐柱, 1999)。假稻属11种分布在南美及北美(热带和温带), 是具匍匐茎的一年或多年生水生植物(Watson & Dallwitz, 1999)。假菰属5种, 分布于南美及北美(热带和温带), 具地下茎, 为簇生在沼泽中的多年生植物(Watson & Dallwitz, 1999)。*Rhynchoryza*为单型属, 分布在南美(温带), 为生长在沼泽中的多年生甜土植物(Watson & Dallwitz, 1999)。

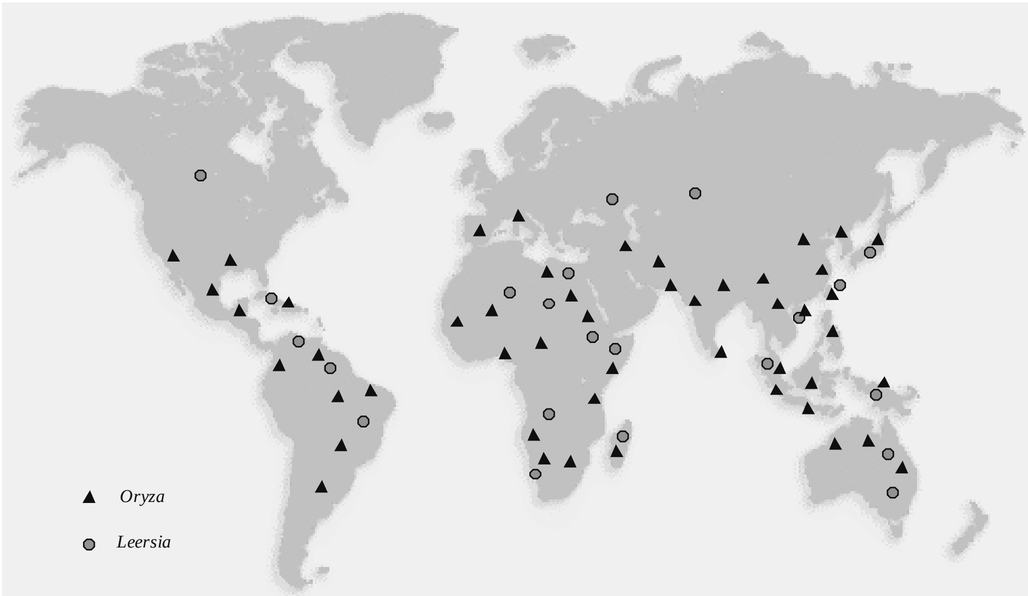


图**2**　稻属和假稻属在全球的分布(数据来源于徐柱(1999)以及Watson和Dallwitz (1999))
Fig. 2.　The distribution of the two world-wide genera, *Oryza* and *Leersia* (Based on Xu (1999), Watson & Dallwitz (1999)).

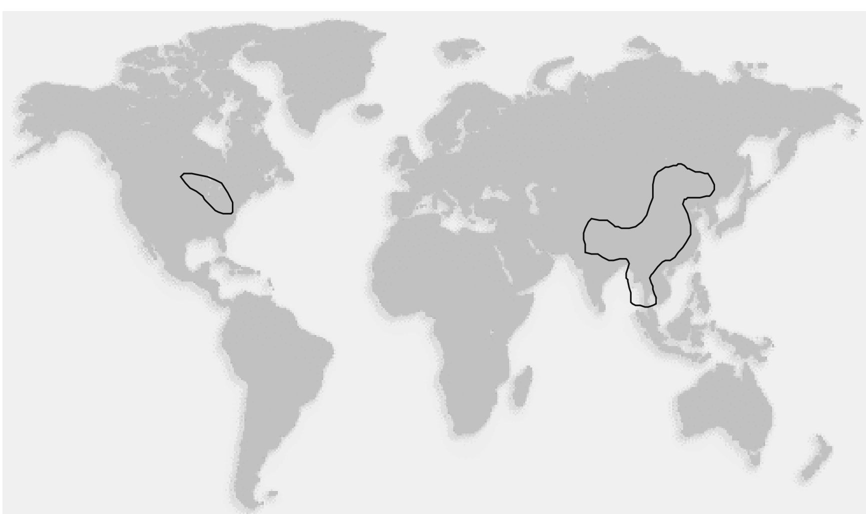


图**3**　菰属的地理分布(数据来源于徐柱(1999)以及Watson和Dallwitz (1999))
Fig. 3.　The distribution of the genus *Zizania* (Based on Xu (1999), Watson & Dallwitz (1999)).

*Maltebrunia*和*Prosphytochloa* 2属分布在非洲(图4)(Vanghan, 1994; Watson & Dallwitz, 1999; 徐柱, 1999)。*Maltebrunia*属包括5个种，分布在热带非洲及南非(热带)，是具匍匐茎直立生长且喜荫的多年生甜土植物(Watson & Dallwitz, 1999)。单型属*Prosphytochloa*分布

在南非(热带)，具地下茎且分布在林荫地或沼泽，为多年生甜土植物(Watson & Dallwitz, 1999)。单型属*Potamophila*分布在大洋洲(热带和温带)，是具地下茎簇生在沼泽中的多年生甜土植物(Watson & Dallwitz, 1999)。

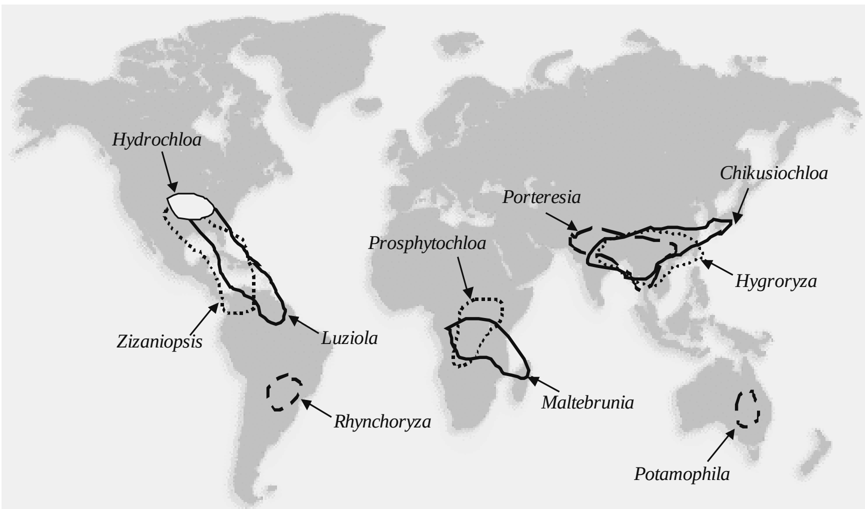


图**4** 亚洲3个属(山涧草属、*Porteresia*和水禾属)、美洲4个属(*Luziola*、假菰属、*Rhynchoryza*和*Hydrochloa*)、非洲2个属(*Maltebrunia*和*Prosphytochloa*)以及大洋洲1个属(*Potamophila*)的地理分布(数据来源于徐柱(1999)以及Watson和Dallwitz (1999))

Fig. 4. The distribution of the three Asian genera (*Chikusichloa*, *Porteresia* and *Hygroryza*), four American genera (*Luziola*, *Zizaniopsis*, *Rhynchoryza* and *Hydrochloa*), two African genera (*Maltebrunia* and *Prosphytochloa*), and one Australian genus (Based on Xu (1999); Watson & Dallwitz (1999)).

5.2 稻族的起源和扩散

为了探究稻族的起源及其扩散历史，在此有必要对禾本科的起源及分化进行简单的介绍。禾本科的进化历史是与冈瓦纳大陆的演化历史相联系的。Clayton(1975)认为，禾本科起源于冈瓦纳大陆，在冈瓦纳大陆分裂前及分离过程中完成了族的分化，因此大多数族在白垩纪末期就已存在，大陆分裂后才完成属下分化(Clayton, 1975)。在后来的研究中, Clayton(1981)进一步认为禾本科起源于白垩纪末期冈瓦纳大陆的热带森林。虽然世界各大陆都有禾本科各亚科及各族物种的分布，但由于宽阔的海洋限制了禾本科植物的跨海扩散和迁移，因而60%的属局限分布在某一大陆。GPWG(2001)的研究认为，基于禾本科分布模式和目前数据仍无法推断禾本科究竟起源于哪个大陆。首先，禾本科的基部类群在南美、非洲、亚洲都有分布且个别基部类群全球分布；其次，由于禾本科早期化石很少，目前的分布格局是跨大西洋或印度洋的远程扩散形成的还是通过冈瓦纳大陆近赤道连续分布的森林扩散形成的仍不清楚。

稻族的地理分布和形成机制方面的研究还很少。Second(1985)曾认为，由于稻族的分布格局主要表现为不同的属分布于不同的大陆上，说明在冈瓦纳大陆分离时稻族已经存

在，因此其扩散途径是与冈瓦纳大陆的分离与漂移密切相关的。按照这种推理，可以说稻族起源于冈瓦纳大陆，这与Clayton(1981)认为禾本科的亚科和族在冈瓦纳大陆分裂前就已经起源并扩散到全球的观点相吻合，并且也与Chang(1976, 1985)认为稻属的祖先在冈瓦纳大陆分裂以前很早就已经在一个比较湿润的区域生存的观点一致。然而，稻族的化石记录和分子钟估计的时间都显然不支持稻族起源和扩散起因于冈瓦纳大陆的分裂。根据Gaut(2002)的估计，禾本科水稻和竹类所在的BEP分支(含Bambusoideae、Ehrhartoideae和Pooideae 3个亚科)大约在4600万年前与玉米、高粱所在的Panicoideae亚科分开，而我们最近(Guo & Ge, 2005)估测稻族的两个亚族Oryzinae(稻属和假稻属)与Zizaniinae(稻族其他各属)是在大约2000万年前(中新世早期)分开的，此时各大陆的构造已基本定型，显然稻族的起源相对于冈瓦纳大陆的分裂漂移历史来说要晚几千万年，因此大陆间的跨洋迁移和扩散可能是稻族地理分布多样化的主要原因(Guo & Ge, 2005)，大概也只能用这一机制来解释全球分布属(稻属和假稻属)和欧亚-北美间断分布属(菰属)的形成机制。

稻属是稻族中研究最多的类群。Second(1985)以*Latifolia*和*Sativa*组内或组间的遗传距离为基础并以古地理学(澳大利亚板块和东南亚大陆大约在1500万年前发生碰撞)为依据提出了稻属的物种形成模式，概括为：(1)稻属与假稻属具有分布在非洲的共同祖先，而稻属的祖先是在古新世(6000万年前)从非洲迁移到欧亚大陆；(2)*Latifolia*和*Sativa*组的物种很可能从亚洲向非洲扩散，因为在亚洲发现适应于森林的物种(*O. meyeriana*、*O. ridleyi* Hook.和*O. officinalis* Will ex Watt)；(3)两个栽培稻(*O. glaberrima*和*O. sativa*)祖先间分化于200到300万年前，与喜玛拉雅山脉的隆起并形成迁移屏障的时间相一致；(4)澳大利亚类群和其他类群的遗传距离最大，而美洲类群与亚洲的相应类群关系更密切，故认为美洲物种可能是对新生境的快速适应(rapid adaptation)，美洲分布的异源多倍体很可能是人类活动的后果。Duistermaat(1987)考虑到稻亚科性状的原始性及其各个属散布在不同大陆上，认为Second(1985)的解释比Chang(1976, 1985)更为合理。但Second(1985)的结果推测的成分太多，直接的证据较少，其所估计的时间尺度明显偏大。由于稻属系统树最基部类群主要涉及F、HJ、HK和G基因组，其中F分布在非洲，而HJ、HK和G分布在东南亚(Ge et al., 1999, 2002)，故可以认为稻属的起源地应在非洲或东南亚地区。而假稻属大多数种是多倍体，分布在非洲的*Leersia tisserantii*是二倍体(Katayama, 1995)且出现在该属系统发育树的基部(图1)，说明非洲大陆可能是假稻属的起源地。

稻族其他各属生物地理方面的研究很少，我们只能基于最新的系统发育关系(图1)进行一些推断。菰属是稻族中唯一的欧亚-北美间断分布属，所以菰属当前的分布格局很可能是由美洲与亚洲间物种扩散形成的。许多证据表明，曾经连接欧亚大陆和北美大陆的白令陆桥(Bering Land Bridge)和北大西洋陆桥(North Atlantic Land Bridge)在欧亚-北美间断分布物种的扩散中起着非常重要的作用(Hamilton, 1983; Tiffney, 1985)，故菰属物种的分布与这两个大陆桥密切相关。迄今的研究认为，在中新世以及上新世早期直到350万年前，东亚与北美西部之间都可通过白令陆桥进行物种扩散；欧洲西北部和北美东北部之间通过北大西洋陆桥发生物种扩散的时期则主要在古新世和始新世(Hamilton, 1983; Tiffney, 1985; Wen et al., 1999)。由于稻族的主要类群起源和扩散于中新世，故白令陆桥很可能是菰属的扩散途径，其方向应该是由北美扩散到亚洲，因为菰属所在分支的基部类

群(*Rhynchoryza*属)仅存在于美洲(图1)。假菰属和*Luziola*两属在南美洲和北美洲都有分布, 且为姊妹群(图1), 故可能有相同的进化历史, 即从北美洲通过上新世末期隆起的巴拿马陆桥(Panama Land Bridge)扩散到南美洲(Stebbins, 1950; Raven & Axelrod, 1974)。尽管山涧草属与*Potamophila*/*Prosphytochloa*为姊妹群(图1), 但山涧草属(分布在东南亚)、*Potamophila*属(澳大利亚)和*Prosphytochloa*属(非洲)相距很远, 所以这3个属的扩散必然与跨洋远距离扩散有关。鉴于迄今的研究取样仍有限, 部分属间系统发育关系仍不十分清楚, 加上化石证据的缺乏, 稻族及其各类群的起源和扩散仍有待利用更多证据进行深入的探讨。

6　存在问题

对于稻族这样一个具有重要经济价值和理论意义的类群, 虽然在分类和系统发育重建方面开展了不少工作, 但还有一系列问题亟待解决。首先, 稻族的系统发育关系仍存在问题, 如水禾属的系统位置仍不明确, 一些属间和属内系统发育关系必须在充分取样条件下才能得出可靠的结果, 尤其是对那些物种数目较多的属(如假稻属); 其次, 由于化石证据的缺乏, 关于稻族各个主要类群分歧时间的估计仍比较初步, 将来需要利用更多的分子标记结合化石证据以及更可靠的方法来推测稻族各谱系的分歧时间; 第三, 迄今对稻族及稻属的起源和扩散机制等生物地理学问题了解不够, 如稻属A基因组物种如何分布到各个大陆上, 为什么一些多倍体与其亲本种分布在不同的大陆等等。为了进一步探讨稻族的生物地理学及物种形成机制, 我们认为以下几个方面的研究将是下一步工作的重点: (1)在充分取样的基础上, 利用来自形态、细胞和分子等多方面证据构建更为可靠的稻族系统发育关系; (2)在系统发育研究的基础上进一步获取更多的化石证据, 同时利用合适的基因片段估计稻族各个类群准确的分歧时间; (3)分析稻族进化历史过程中的地质事件和气候特点, 为探讨稻族的起源和扩散提供更多的背景信息; (4)将分布格局类似, 与稻族经历了同样地质事件的其他类群与稻族进行对比研究。

稻族是一个在经济价值和理论研究方面都非常重要的类群, 建立一个可靠的稻族分类系统并阐明其起源和进化的机制对于野生稻资源的开发利用和以水稻为模式的遗传、生理及育种研究均具有指导作用, 同时对开展比较基因组学、进化发育生物学和生物地理学等理论问题的研究都将提供重要的资料。

致谢　中国科学院植物研究所洪德元院士、美国密执安州立大学桑涛博士和复旦大学卢宝荣教授给予了多方面的支持和鼓励；国际水稻所提供了大量种子和叶片材料；卢宝荣教授、文军博士、Bruce G. Baldwin博士、Curtis A. Jones博士、李建华博士帮助采集或提供部分材料；李振宇研究员和邢福武研究员帮助鉴定标本；张富民博士和包颖博士在实验和数据分析时给予许多帮助；美国衣阿华大学的于洋博士帮助查阅文献。中国科学院植物研究所应俊生研究员在本研究过程中给予了热忱的指导，特此一并致谢。最后，特别感谢中国科学院植物研究所汤彦承研究员和陈文俐博士审阅本文，并提出了宝贵的修改意见。

参 考 文 献

Adanson M. 1763. Familles des Plantes. Paris. 37.

Aggarwal R K, Brar D S, Nandi S, Huang N, Khush G S. 1999. Phylogenetic relationships among *Oryza* species revealed by AFLP markers. Theoretical and Applied Genetics 98: 1320–1328.

Avdulov N. 1931. Karyosystematische Untersuchung der Familie Gramineen. Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant-Breeding 44: 1–428.

Baillon H. 1894. Histoire des Plantes. Paris. 12: 164–167.

Bentham G, Hooker J D. 1883. Gramineae. In: Genera Plantarum. London: L. Reeve & Co. 3: 1074–1215.

Bews J W. 1929. The World's Grasses. London. 76.

Caro J A. 1982. Sinopsis taxonomica de las gramineas argentines. Dominguezia 4: 1–51.

Chang T T. 1976. The origin, evolution, cultivation, dissemination, and diversification of Asian and African rices. Euphytica 25: 425–441.

Chang T T. 1985. Crop history and genetic conservation: rice—a case study. Iowa State Journal of Research 59: 425–455.

Chatterjee D. 1947. Botany of the wild and cultivated rices. Nature 160: 234–237.

Clark L G, Zhang W, Wendel J F. 1995. A phylogeny of the grass family (Poaceae) based on *ndh*F sequence data. Systematic Botany 20: 436–460.

Clayton W D. 1970. Flora of tropical East Africa. Grasses 1: 23–33.

Clayton W D. 1975. Chorology of the genera of Gramineae. Kew Bulletin 30: 111–132.

Clayton W D. 1981. Evolution and distribution of grasses. Annals of the Missouri Botanical Garden 68: 5–14.

Clayton W D, Renvoize S A. 1986. Genera Graminum. Kew Bulletin Additional Series XIII: 1–389.

Crepet W L, Feldman G D. 1991. The earliest remains of grasses in the fossil record. American Journal of Botany 78: 1010–1014.

de Winter B. 1951. A morphological, anatomical and cytological study of *Potamophila prehensilis* (Nees) Benth. Bothalia 6: 117–137.

Delseny M, Salses J, Cooke R, Sallaud C, Regad F, Lagoda P, Guiderdoni E, Ventelon M, Brugidou C, Ghesquiere A. 2001. Rice genomics: Present and future. Plant Physiology and Biochemistry 39: 323–334.

Dore W G. 1969. Wild Rice. Canadian Department of Agricultural Publication. 1393: 84.

Doyle J J, Davis J I, Soreng R J, Garvin D, Anderson M J. 1992. Chloroplast DNA inversions and the origin of the grass family (Poaceae). Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 89: 7722–7726.

Duistermaat H. 1987. A revision of *Oryza* (Gramineae) in Malesia and Australia. Blumea 32: 157–193.

Dumortier B C J. 1823. Observation sur les Graminees de la flore Belgique. Tournay (Belgium): J. Casterman.

Duvall M R, Peterson P M, Terrell E E, Christensen A H. 1993. Phylogeny of North American Oryzoid grasses as construed from maps of plastid DNA restriction sites. American Journal of Botany 80: 83–88.

Flowers T J, Flowers S A, Hajibagheri M A, Yeo A R. 1990. Salt tolerance in the halophytic wild rice, *Porteresia coarctata* Tateoka. New Phytologist 114: 675–684.

Gardner C A. 1952. Flora of Western Australia. Vol. 1, Part 1. Gramineae. Perth: Government Press.

Gaut B S. 2002. Evolutionary dynamics of grass genomes. New Phytologist 154: 15–28.

Ge S, Li A, Lu B-R, Zhang S-Z, Hong D-Y. 2002. A phylogeny of the rice tribe Oryzeae (Poaceae) based on *mat*K sequence data. American Journal of Botany 89: 1967–1972.

Ge S, Sang T, Lu B-R, Hong D-Y. 1999. Phylogeny of rice genomes with emphasis on origins of allotetraploid species. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 96: 14400–14405.

Ge S, Sang T, Lu B-R, Hong D-Y. 2001. Phylogeny of the genus *Oryza* as revealed by molecular approaches. In: Khush G S, Brar D S, Hardy B eds. Rice Genetics IV. Proceedings of the Fourth International Rice Genetics Symposium. Los Banos (Philippines), IRRI. 89–105.

Goff S A, Ricke D, Lan T-H, Presting G, Wang R, Dunn M, Glazebrook J, Sessions A, Oeller P, Varma H, Hadley D, Hutchison D, Martin C, Katagiri F, Lange B M, Moughamer T, Xia Y, Budworth P, Zhong J, Miguel T, Paszkowski U, Zhang S, Colbert M, Sun W-L, Chen L, Cooper B, Park S, Wood T C, Mao L, Quail P, Wing R, Dean R, Yu Y, Zharkikh A, Shen R, Sahasrabudhe S, Thomas A, Cannings R, Gutin A, Pruss D, Reid J, Tavtigian S, Mitchell J, Eldredge G, Scholl T, Miller R M, Bhatnagar S, Adey N, Rubano T, Tusneem N, Robinson R, Feldhaus J, Macalma T, Oliphant A, Briggs S. 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *japonica*). Science 296: 92–100.

GPWG (Grass Phylogeny Working Group). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 88: 373–457.

Greuter W, McNeill J, Barrie F R, Burdet H M, Demoulin V, Filgueiras T S, Nicolson D H, Silva P C, Skog J E, Trehane P, Turland N J, Hawksworth D L. 2000. International Code of Botanical Nomenclature (St.

Louis Code). Königstein: Koeltz Scientific Books.

Guo Y-L (郭亚龙), Ge S (葛颂). 2004. The utility of mitochondrial *nad*1 intron in phylogenetic study of Oryzeae with reference to the systematic position of *Porteresia*. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 42: 333–344.

Guo Y-L, Ge S. 2005. Molecular phylogeny of Oryzeae (Poaceae) based on DNA sequences from chloroplast, mitochondrial, and nuclear genomes. American Journal of Botany 92: 1548–1558.

Hackel E. 1887. Gramineae. In: Engler A, Prantl K eds. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann. 1–97.

Hamilton W. 1983. Cretaceous and Cenozoic history of the northern continents. Annals of the Missouri Botanical Garden 70: 440–458.

Heer D. 1855. Flora Tertiaria Helvetiae. Paris: Winterthur.

Hitchcock A S. 1920. The Genera of Grasses of the United States. Bulletin. Washington, DC.: Miscellaneous Publication. 772.

Hitchcock A S. 1936. Manual of the Grasses of the West Indies. Washington, DC.: Miscellaneous Publication. 243: 157–160.

Hitchcock A S, Chase A. 1917. Grasses of the west Indies. Contributions of the US National Herbarium 18: 290–291.

Hitchcock A S, Chase A. 1951. Manual of the Grasses of the United States. 2nd ed. Washington DC.: Miscellaneous Publication.

Hubbard C E. 1934. Gramineae. In: Hutchinson J ed. The Families of Flowering Plants. Vol. II. Monocotyledons. London: Macmillan & Co.

Hubbard C E. 1951. *Oryza angustifolia* Hubbard. Hooker's Icones Plantarum 35: tab. 3492.

Hubbard C E. 1959. Gramineae: In: Hutchinson J ed. The Families of Flowering Plants. Vol. II. Monocotyledons, London: Clarendon Press. 710–741.

Hubbard C E. 1967. Tabula 3647: *Snowdenia petitiana* (A. Rich.) C. E. Hubbard. Hooker's Icones Plantarum 37: t3647.

Jacobs B F, Kingston J D, Jacobs L L. 1999. The origin of grass-dominated ecosystems. Annals of the Missouri Botanical Garden 86: 590–643.

Jacques-Felix H. 1955. VIII. Notes sur les Graminees d'Afrique tropicale. Les tribus de la serie Oryzoide. Journal d′ Agricultural Tropicale et de Botanique Appliquée 11: 600–619.

Joshi S P, Gupta V S, Aggarwal R K, Ranjekar P K, Brar D S. 2000. Genetic diversity and phylogenetic relationship as revealed by inter simple sequence repeat (ISSR) polymorphism in the genus *Oryza*. Theoretical and Applied Genetics 100: 1311–1320.

Katayama T. 1995. Cytogenetical studies on the genus *Oryza*. XIV. intergeneric hybridizations between tetraploid *Oryza* species and diploid *Leersia* species. Japanese Journal of Genetics 70: 47–55.

Kellogg E A. 2000. The grasses: a case study in macroevolution. Annual Review of Ecology and Systematics 31: 217–238.

Kellogg E A. 2001. Evolutionary history of the grasses. Plant Physiology 125: 1198–1205.

Kellogg E A, Watson L. 1993. Phylogenetic studies of a large data set. I. Bambusoideae, Andropogonodae, and Pooideae (Gramineae). The Botanical Review 59: 273–343.

Kunth C S. 1833. Enumeratio Plantarum. Tubingen, Stuttgart. 1: 39.

Launert E. 1965. A survey of the genus *Leersia* in Africa. Senckenbergiana Biologica 46: 129–153.

Linder H P. 1986. The evolutionary history of the Poales/Restionales: a hypothesis. Kew Bulletin 42: 297–318.

Linnaeus C. 1753. Species Plantarum. Vol. I. Stockholm.

Litke R. 1968. Über den Nachweis tertiarer Gramineen. Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 10: 462–471.

Lu B R. 1999. Taxonomy of the genus *Oryza* (Poaceae): historical perspective and current status. International Rice Research Notes 24: 4–8.

Lu B-R, Ge S. 2005. *Oryza coarctata*: the name that best refects the relationships of *Porteresia coarctata* (Poaceae: Oryzeae). Nordic Journal of Botany 23: 555–558.

Lu B-R (卢宝荣), Ge S (葛颂), Sang T (桑涛), Chen J-K (陈家宽), Hong D-Y (洪德元). 2001. The current taxonomy and perplexity of the genus *Oryza* (Poaceae). Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 39: 373–388.

MacGinitie H D. 1953. Fossil plants of the Florissant beds, Colorado. Publications of the Carnegie Institution of Washington 599: 1–198.

Martin A C. 1946. The comparative internal morphology of seeds. American Midland Naturalist 36: 513–660.

Nayar N M. 1973. Origin and cytogenetics of rice. Advances in Genetics 17: 153–292.

Parodi L R, Calderon C E. 1961. Estudio histotaxonomico del genero *Lygeum* (Gramineae). Reviews of Argentina Agronomy 28: 81–99.

Pohl R W, Davidse G. 1971. Chromosome numbers of Costa Rican grasses. Brittonia 23: 293–324.

Prat H. 1960. Vers une classification naturelle des graminees. Bulletin de la Société Botanique de France 107: 32–79.

Pyrah G L. 1969. Taxonomic and distributional studies in *Leersia* (Gramineae). Iowa State Journal of Science 44: 215–270.

Raven P, Axelrod D I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Annals of the Missouri Botanical Garden 61: 539–673.

Richard A. 1851. Tentamen Florae Abyssinicae. Paris. 2: 358.

Roschevicz R I. 1931. A contribution to the knowledge of rice. Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding 27: 1–133.

Roshevits R Y. 1946. Sistema zlakov v svyazi s ikh evolyutsiei. Leningrad: Kamarov Botanical Institute, U.S.S.R. Academy of Sciences.

Roshevits R Y. 1937. Zlaki: Vvedenie v Izuchenie Kormovykh Zlakov. [Grasses: An introduction to the study of fodder and cereal grasses.] Sel'khozgiz, Gosudarstvennoe IzdateI'stvo Kolkhoznoi Literatury. Moscow, Leningrad: Agricultural Publishing House.

Sanderson M J. 1997. A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. Molecular Biological Evolution 14: 1218–1231.

Second G. 1985. Geographic origins, genetic diversity and the molecular clock hypothesis in the Oryzeae. In: Jacquard P, Heim G, Antonovics J eds. Genetic Differentiation and Dispersal in Plants. Berlin: Springer-Verlag. 41–56.

Shantz H L. 1954. The place of grasslands in the earth's cover of vegetation. Ecology 35: 143–145.

Shimamoto K, Kyozuka J. 2002. Rice as a model for comparative genomics of plants. Annual Review of Plant Biology 53: 399–419.

Soderstrom T R. 1981. Some evolutionary trends in the Bambusoideae (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 68: 15–47.

Soreng R J, Davis J I. 1998. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): Simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. The Botanical Review 64: 1–85.

Stebbins G L, Crampton B. 1961. A suggested revision of the grass genera of temperate North America. Recent Advances in Botany 1: 133–145.

Stebbins G L. 1950. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press. 643.

Stebbins G L. 1981. Coevolution of grasses and herbivores. Annals of the Missouri Botanical Garden 68: 75–86.

Steudel E G. 1853. Synopsis Plantarum Graminearum. Stuttgart. 1: 1–8.

Swallen J R. 1965. The grass genus *Luziola*. Annals of the Missouri Botanical Garden 52: 472–475.

Tateoka T. 1957. Miscellaneous papers on the phylogeny of the Poaceae (10). Proposition of a new phylogenetic system of Poaceae. The Journal of Japanese Botany 32: 275–287.

Tateoka T. 1963. Notes on some grasses. XIII. Relationship between Oryzeae and Ehrharteae, with special reference to leaf anatomy and histology. Botanical Gazette 124: 264–270.

Tateoka T. 1965. *Porteresia*, a new genus of Graminae. Bulletin of National Science Museum, Tokyo 8: 405–406.

Terrell E E, Emery W, Beaty H. 1978. Observations on *Zizania texana* (Texas wildrice), an endangered species. Bulletin of the Torrey Botanical Club 165: 50–57.

Terrell E E, Peterson P M, Wergin W P. 2001. Epidermal features and spikelet micromorphology in *Oryza* and related genera (Poaceae: Oryzeae). Smithsonian Contributions to Botany 91: 1–50.

Terrell E E, Robinson H. 1974. Luziolinae, a new subtribe of Oryzoid grass. Bulletin of the Torrey Botanical Club 101: 235–245.

Terrell E E, Wergin W P, Renvoize S A. 1983. Epidermal features of spikelets in *Leersia* (Poaceae). Bulletin of the Torrey Botanical Club 110: 423–434.

Thomasson J R. 1978. Epidermal patterns of the lemma in some fossil and living grasses and their phylogenetic significance. Science 199: 975–977.

Thomasson J R. 1980. *Archaeolersia nebraskensis* gen. et sp. nov. (Gramineae-Oryzeae), a new fossil grass from the late Tertiary of Nebraska. American Journal of Botany 67: 876–882.

Thomasson J R. 1987. Fossil grasses: 1820–1986 and beyond. In: Soderstom T R, Hilu K W, Campbell C S,

Barkworth M E eds. Grass systematics and evolution. Washington DC.: Smithsonian Institution Press. 159–167.

Tiffney B H. 1985. The Eocene north Atlantic land bridge: its importance in Tertiary and modern phytogeography of the northern hemisphere. Journal of the Arnold Arboretum 66: 243–273.

Tzvelev N N. 1989. The system of grasses (Poaceae) and their evolution. The Botanical Review 55: 141–204.

Vaughan D A. 1989. The Genus *Oryza* L., Current Status of Taxonomy. IRRI Research Paper Series Number 138.

Vaughan D A. 1994. The Wild Relative of Rice: a Genetic Resources Handbook. Manila: International Rice Research Institute.

Wang Z Y, Second G, Tanksley S D. 1992. Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs. Theoretical and Applied Genetics 83: 565–581.

Watson L, Dallwitz M J. 1992. The Grass Genera of the World. Wallingford: CAB International.

Watson L, Dallwitz M J. 1999. Grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. http://biodiversity.uno.edu/delta/. Version: 18th August 1999.

Weatherwax P. 1929. The morphology of the spikelets of six genera of Oryzeae. American Journal of Botany 16: 547–555.

Wen J. 1999. Evolution of eastern Asian and eastern North American disjunct distributions in flowering plants. Annual Reviews of Ecology and Systematics 30: 421–455.

Wolfe K H, Li W-H, Sharp P H. 1987. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA 84: 9054–9058.

Xu Z (徐柱). 1999. Grass Genera of the World: Automated Taxonomic Descriptions. Beijing: China Agricultural Scientech Press.

Yu J, Hu S, Wang J, Wong G K-S, Li S, Liu B, Deng Y, Dai L, Zhou Y, Zhang X, Cao M, Liu J, Sun J, Tang J, Chen Y, Huang X, Lin W, Ye C, Tong W, Cong L, Geng J, Han Y, Li L, Li W, Hu G, Huang X, Li W, Li J, Liu Z, Li L, Liu J, Qi Q, Liu J, Li L, Li T, Wang X, Lu H, Wu T, Zhu M, Ni P, Han H, Dong W, Ren X, Feng X, Cui P, Li X, Wang H, Xu X, Zhai W, Xu Z, Zhang J, He S, Zhang J, Xu J, Zhang K, Zheng X, Dong J, Zeng W, Tao L, Ye J, Tan J, Ren X, Chen X, He J, Liu D, Tian W, Tian C, Xia H, Bao Q, Li G, Gao H, Cao T, Wang J, Zhao W, Li P, Chen W, Wang X, Zhang Y, Hu J, Wang J, Liu S, Yang J, Zhang G, Xiong Y, Li Z, Mao L, Zhou C, Zhu Z, Chen R, Hao B, Zheng W, Chen S, Guo W, Li G, Liu S, Tao M, Wang J, Zhu L, Yuan L, Yang H. 2002. A draft sequence of the rice genome (*Oryza sativa* L. ssp. *indica*). Science 296: 79–92.

Zhang S-H, Second G. 1989. Phylogenetic analysis of the tribe Oryzeae: Total chloroplast DNA restriction fragment analysis (A preliminary report). Rice Genetics Newsletter 6: 76–80.